ARTICULATA 2010 25 (1): 45–57 BIOLOGIE

Experimente zur Nymphenentwicklung der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (Insecta, Orthoptera)

Robert Sturm

Abstract

In the study presented here the nymphal development of *Teleogryllus commodus* and its dependence upon various external factors was subjected to a detailed investigation. Besides the controlling role of the environmental temperature the influence of the protein content in the nymphal nutriment as well as the effect of the population density on the duration of nymphal development, moulting behaviour, and larval growth were studied. An increase of temperature from 20 to 30 °C causes a shortening of nymphal development and a reduction of the number of nymphal moults by ca. 25%. Additionally, nymphal growth is subject to a significant acceleration with earlier achievement of the adult size. Similar phenomena may be recognized by an enhancement of the protein content in the nymphal food from 10 to 50%. An increase of population density from 50 to 100 animals per rearing box has a positive effect on duration of the larval phase and larval growth on the first instance, whereas a further doubling of the individual number affects negatively on the development of the animals due to an increasing predominance of the intraspecific competition.

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie hatte die Untersuchung des Nymphenstadiums von *Teleogryllus commodus* und deren Abhängigkeit von verschiedenen externen Faktoren zum Ziel. Neben dem Effekt der Umgebungstemperatur wurden zusätzlich die Wirkungen des Proteingehaltes in der Nahrung und der Populationsdichte auf die Dauer der Jugendentwicklung, das Häutungsverhalten und das Nymphenwachstum studiert. Mit einer Erhöhung der Temperatur von 20 auf 30 °C lassen sich eine Verkürzung der Nymphenentwicklung und eine Reduktion der Häutungszahl um ca. 25% beobachten. Das Wachstum einzelner Nymphen unterliegt zudem einer signifikanten Beschleunigung mit vorzeitigem Erreichen der Adultgröße. Ähnliche Phänomene sind bei einer Erhöhung des Eiweißgehaltes der Nahrung von 10 auf 50% feststellbar. Eine Steigerung der Populationsdichte von 50 auf 100 Tiere pro Haltebox bedingt zunächst einen leicht positiven Effekt auf Jugenddauer und Nymphenwachstum, wohingegen sich eine weitere Verdopplung der Individuenzahl durch die überhand nehmende intraspezifische Konkurrenz negativ auf die Entwicklung der Tiere auswirkt.

Einleitung

Aus zahlreichen Studien der vergangenen Jahrzehnte (z.B. HOFFMANN 1985, TAUBER et al. 1986, HOFFMANN 1995, STURM 2002, 2008) geht eindeutig hervor,

dass abiotische Faktoren direkten oder indirekten Einfluss auf Fortpflanzung und Entwicklung der Insekten nehmen. In seinem natürlichen Lebensraum ist jede Insektenart einer Vielzahl von externen Faktoren ausgesetzt, deren Kombination letztlich verantwortlich für ihre Verbreitung und Häufigkeit zeichnet. Den Untersuchungen zufolge kommt vor allem der Umgebungstemperatur eine bedeutende Rolle hinsichtlich der Entwicklungsdauer und Fortpflanzungsrate eines Insekts zu, wobei jede betrachtete Spezies über ihren eigenen Vorzugstemperaturbereich verfügt. Außerhalb dieses mitunter recht schmalen Temperaturintervalls steigt die Mortalitätsrate schlagartig an, was in einer starken Reduktion der Individuenzahl resultiert. Neben den thermischen Bedingungen in der unmittelbaren Umgebung eines Kerbtieres sind die Photoperiode, d.h. der rhythmische Wechsel von Licht- und Dunkelzeit (HOFFMANN 1995), das Habitat-spezifische Nahrungsangebot (SCHRAMM 1972, MCNEILL 1973, MERKEL 1977, DADD 1985, BEHMER & ELIAS 1999, OJEDA-AVILA et al. 2003, SHINGLETON et al. 2007) sowie die Populationsdichte (STURM 2008) als weitere Parameter mit maßgeblicher Wirkung auf die Tiere zu nennen. Lenkt man etwa sein Augenmerk auf den letztgenannten Faktor, so führen sowohl intra- als auch interspezifische Konkurrenz bei einer Verknappung lebensnotwendiger Umweltressourcen häufig zur Verringerung der Fortpflanzungs- und Überlebensrate.

Bei hemimetabolen Insekten lässt sich die Einflussnahme externer Faktoren auf Embryonal- und Nymphenentwicklung nachweisen, wobei zum Beispiel die Zeitdauer beider Entwicklungsphasen mit steigender Temperatur gemäß der Van't Hoffschen RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel) exponentiell abnimmt (BEHRENS et al. 1983, HOFFMANN 1985, 1995). Der Effekt der Umgebungstemperatur auf einzelne Entwicklungsstadien konnte bislang für verschiedene Modellorganismen aus dem Insektenreich mit Erfolg nachgewiesen werden, in deren Riege etliche Orthopteren wie die Mittelmeer-Feldgrille *Gryllus bimaculatus*, die australische Feldgrille *Teleogryllus commodus* oder das Heimchen *Acheta domesticus* maßgebliche Bedeutung erlangten (z.B. HOFFMANN 1974, MERKEL 1977, BEHRENS et al. 1983, REMMERT 1985, STURM 1999, 2002, 2008, NEDVED 2009). Der oben genannte Zusammenhang zwischen Temperatur und Entwicklungsdauer wurde dabei etwa um die grundlegende Erkenntnis erweitert, wonach tagesperiodische Wechseltemperaturen im Vergleich zu Konstanttemperaturen für eine zusätzliche Beschleunigung der Nymphenentwicklung sorgen. Das Ausmaß der beschleunigten Entwicklung wird dabei bis zu einem gewissen Grad von der Anzahl der Temperaturänderungen pro Zeiteinheit mitbestimmt.

So ausführlich bislang auch die Abhängigkeit der Jugendentwicklung von den thermischen Bedingungen untersucht wurde, so wenig ist uns noch über das Verhalten von Insektenlarven bei Veränderung anderer externer Faktoren bekannt. Erste Ansätze zu dieser essentiellen Thematik sind vereinzelten Publikationen zu entnehmen (z.B. MERKEL 1977, STURM 2008), geben jedoch noch keinesfalls die Möglichkeit zur Zeichnung eines umfassenden ökophysiologischen Bildes. In der hier vorgestellten Studie soll dieser Tatsache insofern Rechnung getragen werden, als das Nymphenstadium der australischen Feldgrille einer ausführlichen ökophysiologischen Betrachtung unterzogen wird.

Material und Methoden

Zucht und Haltung der Grillennymphen

Die Nymphen der australischen Feldgrille wurden in einer speziellen Klimakammer am ehemaligen Institut für Zoologie der Universität Salzburg gezüchtet und gehalten (Abb. 1). Als provisorische Habitate für die subadulten Tiere dienten dabei abdeckbare Plastikbehälter mit einer Grundfläche von ca. 30 x 45 cm und einer Höhe von ca. 25 cm. Um den Insekten möglichst naturnahe Gegebenheiten zu bieten, wurden die Behälter jeweils mit einer etwa 5 cm mächtigen Torfschicht befüllt und zudem mit leeren Eikartons versehen, welche als Unterschlupf dienten. Die Nahrung der Grillennymphen bestand einheitlich aus frischem Salat, Haferflocken, Joghurt und Standarddiät für Labortiere (Altromin 1222). Zur Deckung des Flüssigkeitsbedarfs wurden den Tieren mit Wasser befeuchtete Watteknäuel in kleinen Petrischalen angeboten. Salat und Watteknäuel wurden alle 48 Stunden ausgewechselt, um einen konstant guten Ernährungszustand der Nymphen gewährleisten zu können.

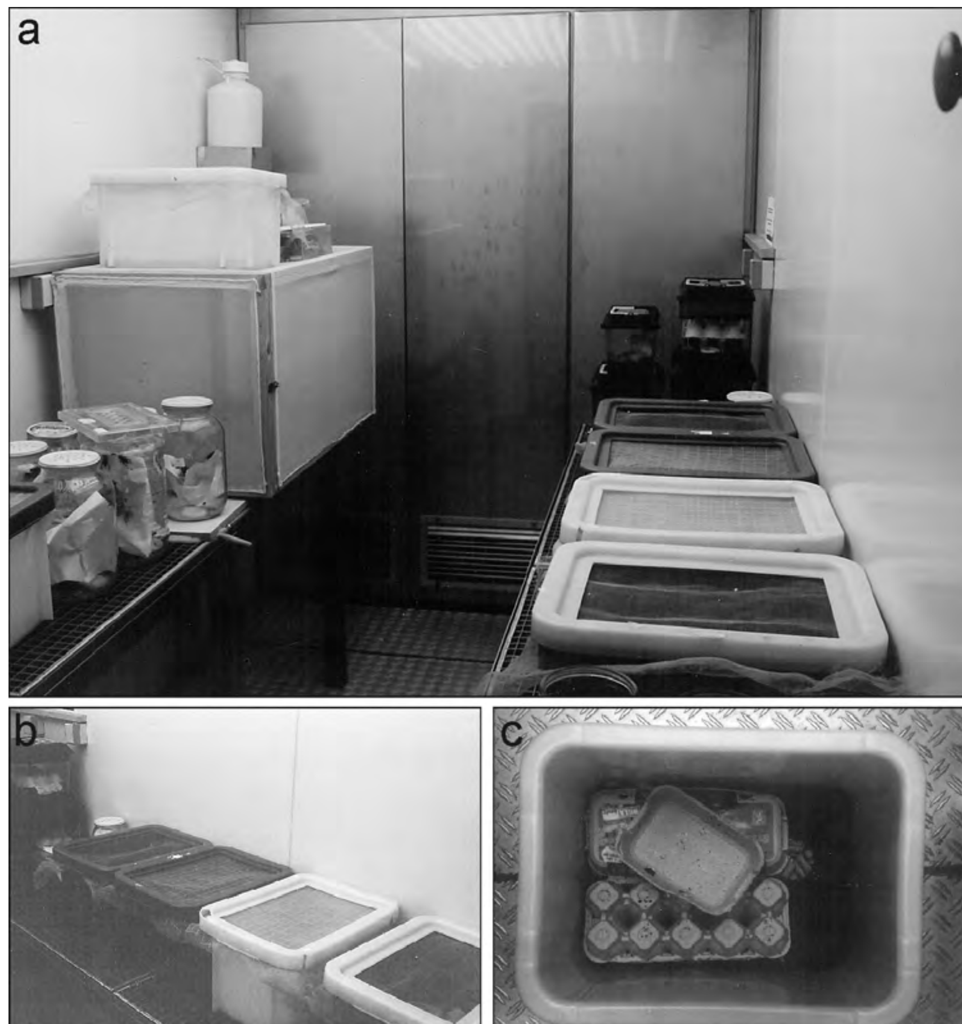


Abb. 1: (a) Klimakammer am ehemaligen Institut für Zoologie der Universität Salzburg zur Durchführung der ökophysiologischen Experimente an Larven der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*; (b) Einzelne Plastikboxen (45 x 30 x 25 cm) zu Haltung der Grillenlarven; (c) Blick in eine mit 5 cm hoher Torfschicht, Eikartons und Futter versehenen Plastikbox.

Variation externer Faktoren

Der Verlauf der Nymphenentwicklung wurde in Abhängigkeit von drei verschiedenen externen Faktoren, nämlich der Umgebungstemperatur, dem Nahrungsangebot und der Populationsdichte, studiert. Zur einfacheren Abwicklung der Experimente wurde jeweils ein Faktor variiert, während den beiden übrigen Faktoren konstante Werte zugeordnet waren. Im Falle der Umgebungstemperatur wurden unabhängig von der Tageszeit konstante thermische Bedingungen angenommen, wobei drei voneinander unabhängige experimentelle Linien mit 20 °C, 25 °C und 30 °C zur Realisation gelangten. Für alle gewählten Temperaturexperimente wurden eine konstante relative Luftfeuchtigkeit von 60% und eine Photoperiode von 12 Stunden gewählt. Der als Maß für das Nahrungsangebot geltende Eiweißgehalt des Futters belief sich auf 30% (Bestimmung aus Nährwertangaben und Futterzusammensetzung), und die Populationsdichte wurde mit ca. 100 Tieren pro Zuchtbehälter festgelegt. Zur Ermittlung des Effektes der Nahrung auf die Nymphenentwicklung wurde der Eiweißgehalt im Futter im einen Fall auf ca. 10% reduziert, im anderen hingegen auf ca. 50% erhöht (Steigerung Eiweißhaltiger Komponenten). Die entsprechenden Experimente fanden bei 25 °C und unter Verwendung der bereits genannten Einstellungen und Parameter statt. Der Zusammenhang zwischen Entwicklung der Nymphen und Populationsdichte gelangte durch Halbierung (ca. 50 Tiere) beziehungsweise Verdopplung (ca. 200 Tiere) der Individuenzahl pro Zuchtbehälter zur Untersuchung, wobei für diese Experimente ebenfalls eine Temperatur von 25 °C gewählt und der Eiweißgehalt in der Nahrung mit ca. 30% angenommen wurde.

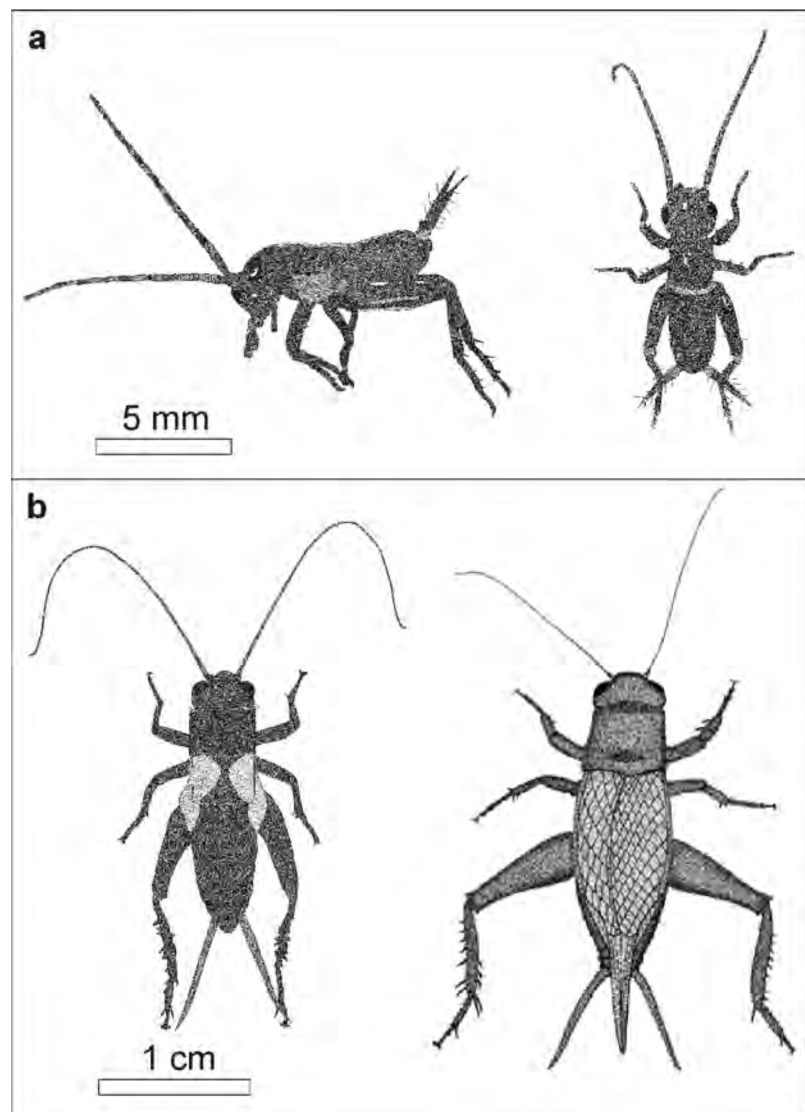


Abb. 2:
Zeichnungen einzelner larvaler Häutungsstadien von *Teleogryllus*: (a) Sechstes Häutungsstadium in Seiten- und Rückenansicht;
(b) Neuntes Häutungsstadium und Adultstadium (männlich).

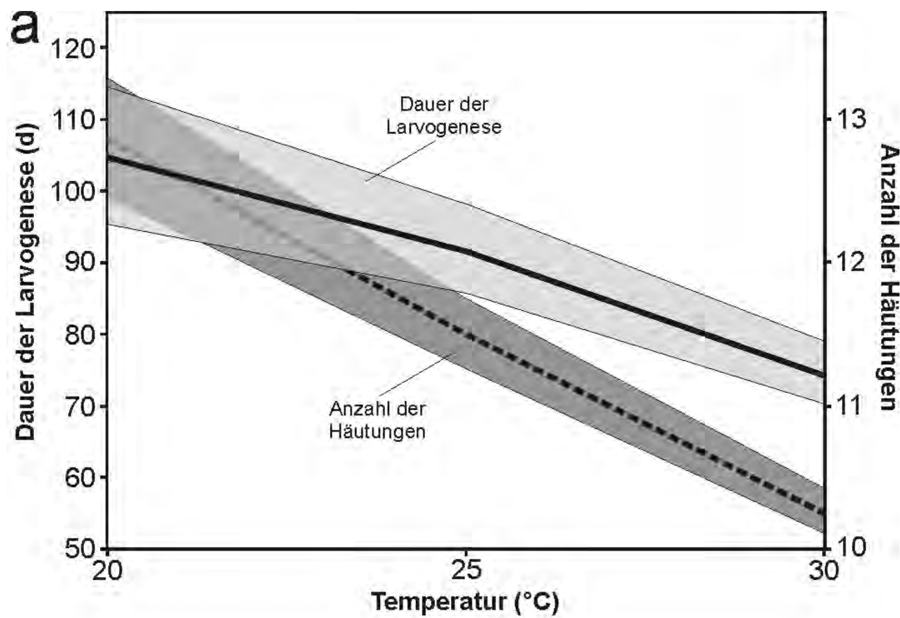
Auswertung der Ergebnisse

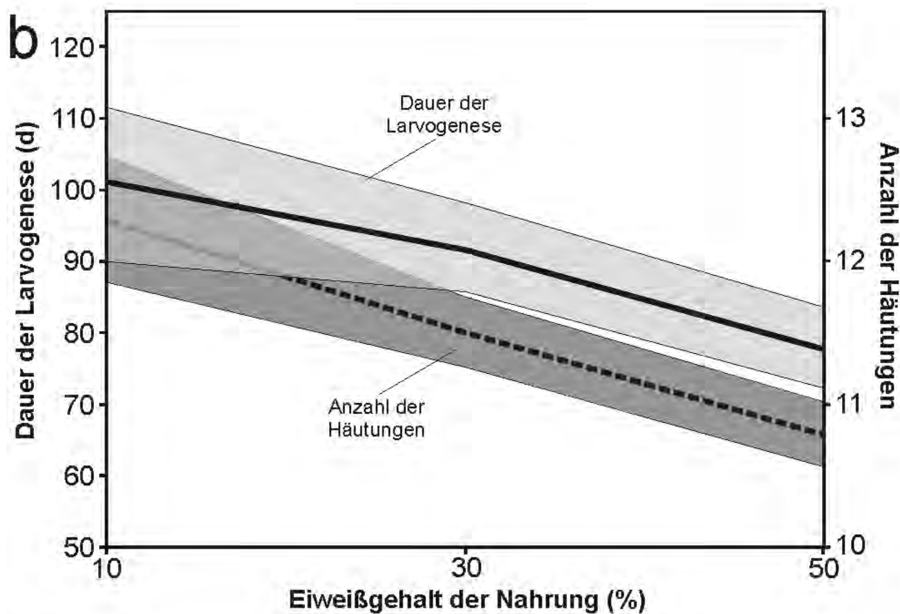
Für eine geeignete Quantifizierung der Einflussnahme externer Faktoren auf die Nymphenentwicklung von *Teleogryllus commodus* wurde in einem ersten Schritt die Dauer des Jugendstadiums in Abhängigkeit vom jeweils variablen Parameter studiert und aufgezeichnet. Dieselbe Prozedur wurde für die Anzahl der Häutungsstadien durchgeführt, welche ebenfalls unter der Kontrolle äußerer Faktoren steht (STURM 2002). Neben der Ermittlung der Entwicklungsdauer wurde das Hauptaugenmerk auf den je nach Umgebungsbedingungen herrschenden physiologischen Zustand einzelner Häutungsstadien gelenkt. Dazu wurden je 200 Nymphen vom vierten Häutungsstadium (= erstes klar erfassbares Stadium) bis zum Adultstadium präzise hinsichtlich ihrer Körperlänge (mm) und ihres Gewichts (mg) vermessen und entsprechende Ergebnisse graphisch dargestellt. Berechnungen zur deskriptiven und konklusiven Statistik erfolgten mit Hilfe des Computerprogramms SPSS (Version 14).

Ergebnisse

Dauer der Nymphenentwicklung und Anzahl der Häutungen bei verschiedenen Umgebungsbedingungen

Wie den graphischen Darstellungen der Abb. 3 entnommen werden kann, führt eine Variation der Umgebungstemperatur, des Eiweißgehaltes in der Nahrung oder der Populationsdichte zu einer teils signifikanten Änderung der Dauer des Nymphenstadiums. Selbiges Phänomen lässt sich auch für die Anzahl jener während des Nymphenstadiums vollzogenen Häutungen feststellen. Mit der Erhöhung der Umgebungstemperatur von 20 auf 25 °C nimmt die Dauer der Jugendentwicklung von durchschnittlich 103 auf 94 Tage ab, während sich die mittlere Anzahl an Häutungen von 12,8 auf 11,4 reduziert. Ein Anstieg der Temperatur um weitere 5 °C bedingt eine Fortführung dieses Trends, wobei sich die Dauer des entsprechenden Stadiums auf durchschnittlich 75 Tage und die Anzahl der dabei erfolgten Häutungen auf durchschnittlich 10,3 belaufen. Eine Erhöhung des Eiweißgehaltes in der Nahrung der Nymphen zieht ähnliche Konsequenzen für die Entwicklungsdauer der Tiere nach sich wie die Veränderung der thermischen Bedingungen (Abb. 3b). Steigt der Proteinanteil im Futter von 10 auf 30% an, so ist im Gegenzug eine Reduktion der durchschnittlichen Nymphenentwicklung von 101 auf 94 Tage zu beobachten. Die mittlere Häutungszahl nimmt dabei von 12,5 auf 11,4 ab. Nimmt der Proteingehalt der Nahrung um weitere 20% zu, bedeutet dies eine zusätzliche Verminderung der Nymphenentwicklungszeit um 16 Tage (78 Tage) und der Häutungszahl um 0,6 (10,8). Einen interessanten Effekt auf die Jugendentwicklung übt die Populationsdichte aus (Abb. 3c), sind doch hier je nach Anzahl der in einer Box gehaltenen Individuen unterschiedliche Trends feststellbar. Bei einer Erhöhung der Populationsdichte von 50 auf 100 Tiere pro Box findet nur eine geringfügige Reduktion der Dauer des Nymphenstadiums von 96 auf 94 Tage statt, und die Anzahl der Häutungen reduziert sich dabei von 12,0 auf 11,4. Wird die Anzahl der in einer Box gehaltenen Individuen um weitere 100% erhöht, steigen die mittlere Dauer der Jugendphase wiederum auf 97 Tage und die Häutungszahl auf 11,9 an.





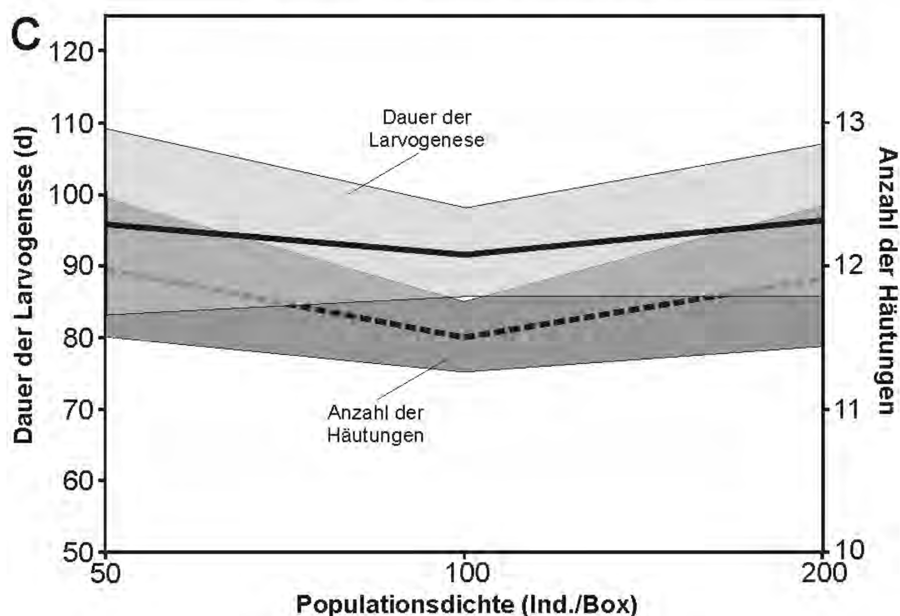


Abb. 3: Abhängigkeit der Larvalentwicklungdauer und Häutungszahl (Mittelwert + Standardabweichung, n = 200) von unterschiedlichen externen Faktoren: (a) Umgebungstemperatur; (b) Eiweißgehalt der den Larven angebotenen Nahrung; (c) Populationsdichte (Individuen pro Box).

Abhängigkeit des Nymphenwachstums von externen Faktoren

Wirft man einen detaillierten Blick auf das Wachstum der Nymphen von *Teleogryllus*, so lässt sich auch hier eine Einflussnahme durch externe Faktoren festhalten (Abb. 4). Grundsätzlich führen das Auftragen der nymphalen Körperlänge gegen das nymphale Körpergewicht und die Eintragung der einzelnen Häutungsstadien zu einer typischen Wachstumskurve, welche sich zu Beginn durch einen steilen Anstieg und am Ende durch eine deutliche Abflachung auszeichnet. Eine Erhöhung der Umgebungstemperatur führt dem Graphen der Abb. 4a gemäß zu einem deutlichen Versatz der Wachstumskurve in Richtung größerer Körperlängen, wobei die Veränderung der Temperatur von 20 auf 25 °C einen diesbezüglich wesentlich stärkeren Effekt erzielt als der Temperatursprung von 25 auf 30 °C. Konkret lässt sich festhalten, dass unterhalb einer Temperatur von 25 °C ein reduziertes Wachstum der Nymphen eintritt, während bei thermischen Bedingungen > 25 °C das Wachstum beschleunigt und die Adultgröße schneller erreicht werden. Auf ganz ähnliche Weise wie die Erhöhung der Umgebungstemperatur manifestiert sich die Veränderung des Nahrungsproteingehaltes im Wachstum der Nymphen. Bei einer Steigerung des Eiweißgehaltes von 10 auf 30% kann eine höchst augenscheinliche Beschleunigung des nymphalen Wachstums beobachtet werden, wohingegen eine weitere Steigerung auf 50% nur mehr wesentlich geringfügigere Effekte nach sich zieht (Abb. 4b). Nur sehr feine Unterschiede im Wachstumsverhalten der Grillennymphen sind bei einer Veränderung der Populationsdichte messbar. Eine Erhöhung der in einer Box gehaltenen Individuenzahl von 50 auf 100 bedingt eine insignifikante Verlangsamung des Wachstums. Dieser Trend verstärkt sich jedoch deutlich bei einer weiteren Verdopplung der Individuenzahl, wobei die Tiere bei hoher Populationsdichte insgesamt durch leicht reduzierte Körpergröße gekennzeichnet sind (Abb. 4c).

Um konkretere Vorstellungen von eventuellen Faktor-gelenkten Unterschieden der Jugendentwicklung zu erhalten, wurden bei drei ausgewählten Entwicklungsstadien Mittelwertsvergleiche anhand von Student-t-Tests durchgeführt (Abb. 5). In Bezug auf den mit T1E1P1 gekennzeichneten Ausgangszustand (25 °C, 30% Eiweißgehalt, 100 Individuen pro Box) lassen sich entsprechende signifikante Längen- und Gewichtsunterschiede ($p < 0,01$) im Falle des sechsten Häutungsstadiums lediglich bei Veränderung der Umgebungstemperatur beziehungsweise Verringerung des Eiweißgehaltes der Nahrung feststellen (Abb. 5a, b). Im Falle des neunten Häutungsstadiums wirkt noch zusätzlich die Erhöhung des Eiweißgehaltes der Nahrung signifikant auf den Entwicklungsverlauf der Tiere ein (Abb. 5b, c). Eine interessante Beobachtung lässt sich für das Adultstadium tätigen: Während für die Körperlänge noch zwei Signifikanzen (Verringerung der Temperatur beziehungsweise des Eiweißgehaltes) berechnet werden konnten (Abb. 5e), sind kaum umweltbedingte Unterschiede des Körpergewichtes auszumachen (Abb. 5f). Die konklusive Statistik gibt sehr klar zu erkennen, dass der Einfluss der Populationsdichte auf die Jugendentwicklung - zumindest im beobachteten Rahmen - weitgehend als unbedeutend zu evaluieren ist.

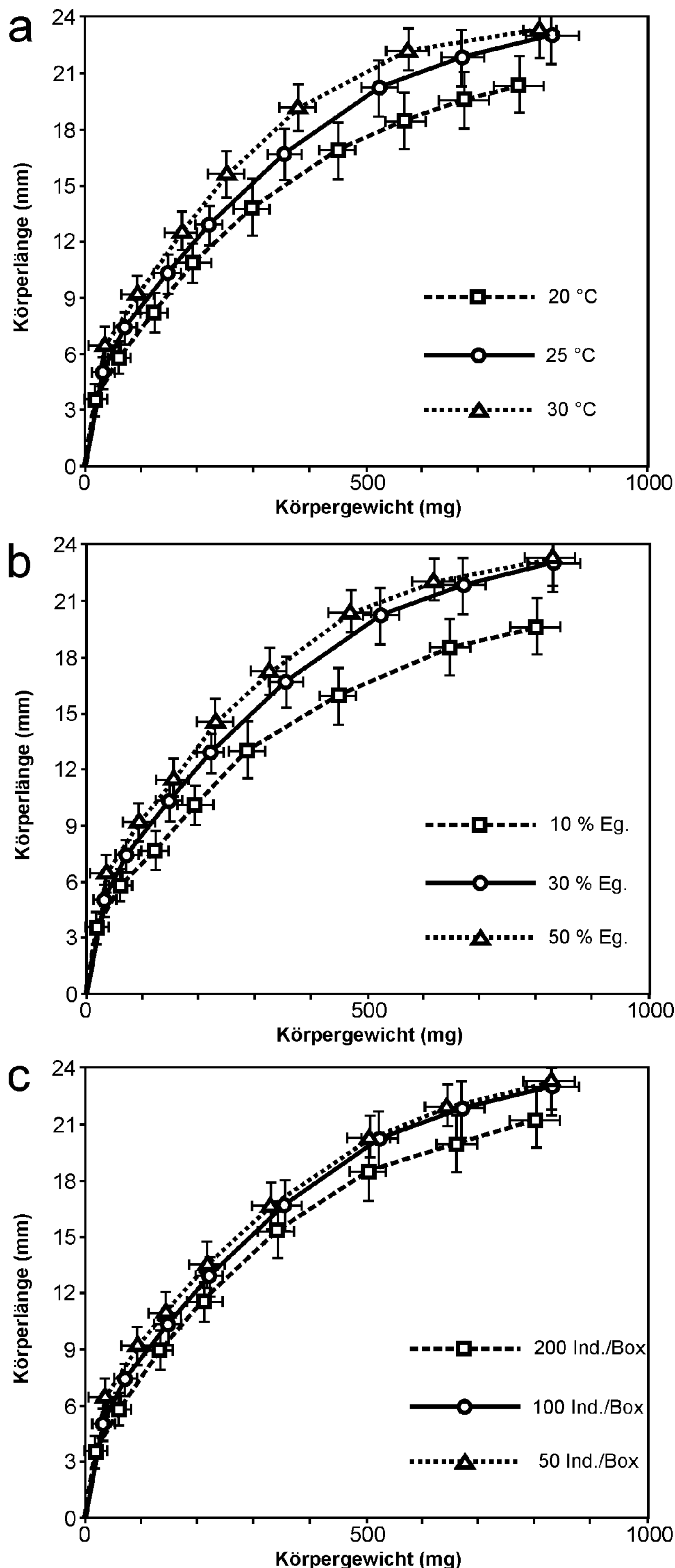


Abb. 4:
Effekt verschiedener Umweltfaktoren auf das Wachstumsverhalten einzelner Häutungsstadien (Wachstumsgeschwindigkeit, Endgröße der Tiere): (a) Umgebungstemperatur; (b) Proteingehalt in der Nahrung;
(c) Populationsdichte (Individuen pro Box). Dargestellt sind jeweils der Mittelwert ± Standardabweichung verschiedener Häutungsstadien (n = 200 pro Stadium).

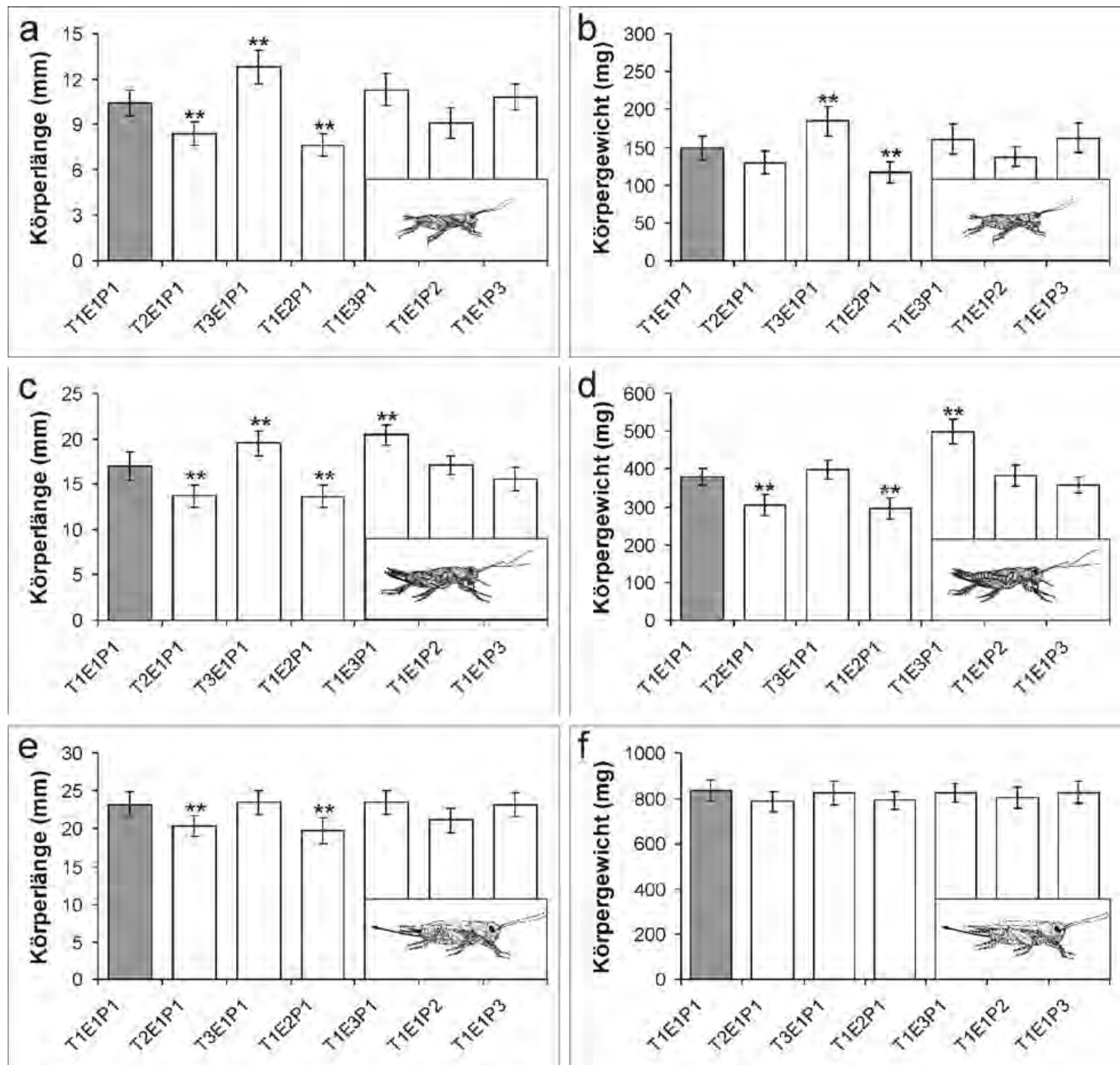


Abb. 5: Ergebnisse der konklusiven Statistik: Mit ** bezeichnete signifikante Mittelwertsunterschiede ($p < 0{,}01$) beziehen sich jeweils auf die Standardbedingungen T1E1P1 (graue Säulen; 25 °C, 30% Eiweißgehalt in der Nahrung, 100 Individuen pro Box). Weitere Abkürzungen: T2…20 °C, T3…30 °C, E2…10% Eiweißgehalt in der Nahrung, E3…50% Eiweißgehalt in der Nahrung, P2…50 Tiere pro Box, P3…200 Tiere pro Box.

Auf Basis der experimentellen Ergebnisse wurden für die drei zuletzt genannten Entwicklungsstadien lineare Gleichungen der Form KL bzw. $G = a_1(T_1 - T_x) + a_2 (E_1 - E_x) + a_3 P_x + b$ ermittelt, mit deren Hilfe sich theoretische Berechungen der Körperlänge (KL) und des Körpergewichtes (G) im vorgegebenen Größenbereich der einzelnen Umweltparameter durchführen lassen. T_1 und E_1 der obigen Gleichung deuten auf Standardtemperatur (25 °C) und -eiweißgehalt (30%) hin, wohingegen die mit dem Subskriptum x bezeichneten Variablen innerhalb der Intervalle 20-30 °C, 10-50% Eiweißgehalt und 50-200 Individuen pro Box frei wählbar sind. Die Koeffizienten a_1, a_2, a_3 und b sind in Tab. 1 aufgelistet. Am deutlichsten

wirken sich den Koeffizienten zufolge entsprechende Veränderungen der Umgebungstemperatur aus, während Eiweißgehalt und Populationsdichte zu geringeren Modifikationen der Jugendentwicklung führen.

Tab. 1: Koeffizienten zur theoretischen Berechnung der Körperlänge (KL) und des Gewichts (G) dreier Häutungsstadien gemäß der linearen Gleichung KL bzw. G = $a_1 (T_1 – T_x) + a_2 (E_1 – E_x) + a_3 P_x + b$. Entsprechende Kalkulationen können in folgenden Größenbereichen der Umweltparameter getätigt werden: 20-30 °C, 10-50% Eiweißgehalt der Nahrung, 50-200 Tiere pro Box.

6. Stadium	a_1	a_2	a_3	b
KL	0,444	0,092	-0,012	11,47
G	5,486	1,105	-0,159	168,3
9. Stadium	a_1	a_2	a_3	b
KL	0,583	0,169	-0,012	17,74
G	9,332	5,073	-0,181	393,4
Adultstadium	a_1	a_2	a_3	b
KL	0,312	0,095	-0,015	24,25
G	3,671	0,768	-0,159	840,5

Diskussion

Anhand der vorliegenden Studie konnte der eindeutige Beweis dafür erbracht werden, dass die Nymphenentwicklung von *Teleogryllus commodus* unter dem Einfluss verschiedener externer Faktoren steht. Den Ergebnissen zufolge wirkt sich eine Erhöhung der Umgebungstemperatur von 20 auf 30°C positiv auf Dauer des Nymphenstadiums, Häutungszahl und Wachstumsverhalten einzelner Tiere aus, womit eine weitere Bestätigung für die einleitend erwähnte thermische Grundregel gegeben wurde (HOFFMANN 1985, 1995). Die australische Feldgrille gilt keineswegs als Einzelfall hinsichtlich des hier erläuterten thermischen Effektes auf die Jugendentwicklung, sondern zeigt in ihrem Verhalten markante Ähnlichkeiten mit anderen Grillenarten wie etwa der Mittelmeer-Feldgrille *Gryllus bimaculatus* (HOFFMANN 1974, MERKEL 1977, BEHRENS et al. 1983), der nordamerikanischen Steppengrille *Gryllus assimilis* (STURM 2002) oder dem Heimchen *Acheta domesticus* (GHOURI & MCFARLANE 1958, STURM 1999, 2002). All diesen Spezies ist ein zwischen 25 und 34 °C gelegener optimaler Temperaturbereich zu eigen, innerhalb dessen eine maximale Reproduktions- und Wachstumseffizienz festzustellen ist. Außerhalb dieses thermischen Intervalls hingegen tritt eine Verminderung von Reproduktivität und Wachstumsgeschwindigkeit auf, bis es schließlich zum Erreichen des Entwicklungsnullpunktes kommt (BEHRENS et al. 1983). Auch abseits des Systems der Orthopteren besitzt die Umgebungstemperatur eine tragende Rolle in Hinblick auf Fortpflanzung und Entwicklung einzelner Insektenspezies. Genannt sei in diesem Zusammenhang etwa das subadulte Stadium des Kohlweißlings *Pieris brassicae*, dessen Dauer durch eine Erhöhung der Umgebungstemperatur von 18 auf 26 °C um ca. ein Drittel reduziert wird (NEUMANN & HEIMBACH 1975). Im Falle der Wanze *Pectinophora gossypiella* steigt die Entwicklungsgeschwindigkeit der Larven zwischen 18 und 34 °C um beinahe das Vierfache an (WELBERS 1975). Die vorgeführten Beispiele

geben deutlich zu erkennen, dass die Temperatur möglicherweise als Hauptfaktor bezüglich der hier dargestellten ökophysiologischen Phänomene anzusprechen ist, wobei über die Wirkung dieses Parameters auf molekularer Ebene noch Unklarheit herrscht.

Für den Proteingehalt in der Nahrung ließ sich in dieser Studie ein ähnlicher Effekt auf die Nymphenentwicklung feststellen wie für die Temperatur, d.h. eine Erhöhung der den Tieren angebotenen Eiweißration bedingt ebenfalls eine Verkürzung der Jugenddauer, Reduktion der Häutungszahl und Beschleunigung des Larvenwachstums. Dieser Umstand vermag wenig zu überraschen, gilt doch Eiweiß gemeinhin als wachstumsfördernder Nahrungsbestandteil, welcher bei Insekten mit besonders hoher Effizienz genutzt wird (HOFFMANN 1995). Dementsprechend steht die Entwicklung ausgewählter Kerbtiere in direktem Zusammenhang mit der pro Zeiteinheit aufgenommenen Proteinmenge. Vergleichbare Daten von anderen Spezies sind in diesem Falle freilich sehr rar; lediglich zu *Gryllus bimaculatus* liegen ähnliche Ergebnisse vor, die ebenfalls eine signifikante Wachstumsbeeinflussung der Larven durch das Nahrungseiweiß propagieren, jedoch andererseits zu verstehen geben, dass ab einem gewissen Proteingehalt (im konkreten Fall 30%) ein Plateau hinsichtlich des Kontrolleffektes erreicht wird (MERKEL 1977). Dies zeigt sich auch deutlich bei den in Abb. 4b zur Darstellung gebrachten Wachstumskurven.

Führt man sich zuletzt die Populationsdichte als externen, auf die Nymphenentwicklung Einfluss nehmenden Faktor vor Augen, so lässt sich gemäß den hier vorgestellten Ergebnisse ein interessanter Sachverhalt, nämlich ein je nach Individuenzahl unterschiedlich verlaufender Trend beobachten (Abb. 3c). Ein Sprung der Populationsdichte von 50 auf 100 Tiere pro Box wirkt sich laut Statistik leicht positiv auf das Entwicklungsverhalten einzelner Nymphen aus. Hier scheint die intraspezifische Konkurrenz um den Faktor Nahrung noch nicht wirksam zu werden, aber dennoch ein durch das vermehrte Individuenaufkommen erhöhter Druck zur Nahrungssicherung zu bestehen, d.h. einzelne Tiere ordnen einen größeren Teil ihres Zeitbudgets der Aufnahme von Futter zu. Durch eine weitere Erhöhung der Populationsdichte von 100 auf 200 Tiere pro Box nimmt die Futterkonkurrenz drastisch zu, was die Bevorzugung der einen Individuen und die Benachteiligung der anderen zur Folge hat. In Summe wirkt sich dieses Phänomen negativ auf die Nymphenentwicklung mit ihren einzelnen Facetten aus. Auf den Wachstumsverlauf einzelner Larven übt die Populationsdichte laut schließender Statistik einen eher untergeordneten Einfluss aus. Komparative Studien zu dieser spannenden Thematik sind für die Insekten bislang völlig ausgeblieben; lediglich STURM (2008) gelang es bisher, einen Zusammenhang zwischen Individuendichte und reproduktiver Aktivität herzustellen.

Abschließend ist noch festzustellen, dass diese Studie insofern vereinfacht wurde, als, wie im Methodik-Kapitel festgehalten, jeweils nur ein Faktor zur Variation gelangte, während die übrigen beiden Faktoren als Konstante angenommen wurden. Wenn auch anhand dieser simplifizierten Methodik aussagekräftige Ergebnisse erzielt werden konnten, ist eine Erweiterung der Experimente durch gleichzeitiges Variieren aller untersuchten Faktoren als Ziel zukünftiger Studien zu betrachten.

Verfasser:
Mag. mult. Dr. Robert Sturm
Brunnleitenweg 41
A-5061 Elsbethen, Österreich
E-Mail: sturm_rob@hotmail.com

Literatur

BEHMER, S.T. & ELIAS, D.O. (1999): The nutritional significance of sterol metabolic constraints in the generalist grasshopper *Schistocerca americana*. - Journal of Insect Physiology 45: 339-348.

BEHRENS, W., HOFFMANN, K.H., KEMPA, S., GÄßLER, S. & MERKEL-WALLNER, G. (1983): Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. - Oecologia 59: 279-287.

DADD, R.H. (1985): Nutrition: organisms. - In: KERKUT, G.A. & GILBERT, L.I. (Hrsg.): Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, vol. 4. - Pergamon Press, Oxford: 313-390.

HOFFMANN, K.H. (1974): Wirkung von konstanten und tagesperiodisch alternierenden Temperaturen auf Lebensdauer, Nahrungsverwertung und Fertilität adulter *Gryllus bimaculatus*. - Oecologia 17: 39-54.

HOFFMANN, K.H. (1985): Environmental physiology and biochemistry of insects. - Springer, Heidelberg.

HOFFMANN, K.H. (1995): Fortpflanzung und Entwicklung. - In: GEWECKE, M. (Hrsg.): Physiologie der Insekten. - Gustav Fischer, Stuttgart, Jena, New York: 69-110.

GHOURI A.S.K. & MCFARLANE J.E. (1958): Observations on the development of crickets. - Canandian Entomologist 90: 158-165.

MCNEILL, S. (1973): The dynamics of a population of *Leptoterna dolabrata* (Heteroptera: Miridae) in relation to ist food resources. - Journal of Animal Ecology 42: 495-507.

MERKEL, G. (1977): The effects of temperature and food quality on the development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Gryllidae). - Oecologia 30: 129-140.

NEDVED, O. (2009): Temperature, Effects on Development and Growth. - In: RESH, V.H., CARDE, R.T. (Hrsg.): Encyclopedia of Insects. - Academic Press, Amsterdam u.a.: 990-993.

OJEDA-AVILA, T., WOODS, H.A. & RAGUSO, R.A. (2003): Effects of dietary variation on growth, composition, and maturation of *Manduca sexta* (Sphingidae: Lepidoptera). - Journal of Insect Physiology 49: 293-306.

REMMERT, H. (1985): Crickets in sunshine. - Oecologia 68: 29-33.

SCHRAMM, U. (1972): Temperature-food interaction in herbivorous insects. - Oecologia 9: 399-402.

SHINGLETON, A.W., FRANKINO, W.A., FLATT, T., NIJHOUT, H.F. & EMLEN, D.J. (2007): Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. - BioEssays 29: 536-548.

STURM, R. (1999): Einfluß der Temperatur auf die Eibildung und Entwicklung von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta: Orthoptera: Gryllidae). - Linzer biologische Beiträge 31/2: 731-737.

STURM, R. (2002): Einfluss der Temperatur auf die Embryonal- und Larvalentwicklung bei verschiedenen Grillenarten (Insecta: Orthoptera). - Linzer biologische Beiträge 34/1: 485-502.

STURM, R. (2008): Eiproduktion und Oviposition bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER, 1869: Experimentelle Ergebnisse und Modellrechnungen (Orthoptera: Ensifera, Gryllidae). - Entomologische Zeitschrift 118: 41-45.

TAUBER, M.J., TAUBER, C.A. & MASAKI, S. (1986): Seasonal adaptions of insects. - Oxford University Press, Oxford.

WELBERS, P. (1975): Der Einfluß von tagesperiodischen Wechseltemperaturen bei der Motte *Pectinophora*. 1. Entwicklungsdauer, Larvengewicht und Reproduktionsrate. - Oecologia 18: 31-42.